西双版纳热带雨林和热带山地常绿阔叶林附生苔藓的组成与多样性格局

全东丽[1,2]，宋亮[1,3*]，沈婷[4]，吴毅[1]，李苏[1,3]，卢华正[1,3]

（1. 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室，中国 云南 勐仑 666303；2. 中国科学院大学，中国 北京 100049；3. 中国科学院核心植物园，中国 云南 勐仑 666303；4. Institute of Botany, University of Liege, Sart Tilman 4000 Liege, Belgium）

摘要：本研究旨在通过西双版纳热带雨林和热带山地常绿阔叶林两种植被类型树干附生苔藓植物的调查与分析，揭示该地区两种植被内附生苔藓组成、多样性格局及其形成与维持机制。研究样地位于西双版纳勐腊县，每种植被类型选择 10 个 20 m×20 m 的样方，每个样方选择约 10 棵样树进行树干附生苔藓调查。结果表明：（1）本调查共记录到附生苔藓 20 科 39 属 60 种，其中热带雨林附生苔藓有 19 科 33 属 48 种，热带山地常绿阔叶林附生苔藓有 9 科 14 属 19 种，共有种 6 种；（2）热带雨林最优势科为平藓科，热带山地常绿阔叶林最优势科为锦藓科；（3）热带雨林比热带山地常绿阔叶林具有更高的物种丰富度、β 多样性和γ 多样性；（4）不同径级和不同树皮粗糙度宿主上附生苔藓植物的盖度差异显著，而物种丰富度差异不显著；（5）苔藓植物的生活型对植被类型有所偏好，表现为悬垂型、扇型、交织型、粗平铺型集聚于热带雨林，丛集型、垫状型、细平铺型集聚于热带山地常绿阔叶林；（6）直接排序结果表明，宿主特性特别是树皮粗糙度显著影响苔藓植物生活型的组成和分布。热带雨林比热带山地常绿阔叶林能提供更多样的微生境，因而孕育了物种更丰富的附生苔藓植物。考虑到不同的植被类型或宿主特性条件下孕育着不同生活型组成的苔藓植物，因此可将苔藓生活型作为今后森林监测的一项重要指标。

关键词：西双版纳，生物多样性，附生植物，生活型，分布格局

中图分类号： **文献标识码：** A

Composition and diversity pattern of epiphytic bryophytes in tropical rain forest and tropical mountain evergreen broad-leaved forest in Xishuangbanna

QUAN Dongli[1,2], SONG Liang[1,3*], SHEN Ting[4], WU Yi[1], LI Su[1,3], LU Huazheng[1,3]

(1. *CAS Key Laboratory of Tropical Forest Ecology*, *Xishuangbanna Tropical Botanical Garden*, *Chinese Academy of Sciences*, Menglun 666303, Yunnan, China; 2. *University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049,

---

基金项目：中国科学院‘一三五’战略规划专项项目（2017XTBG-F03, 2017XTBG-F01）；国家自然科学基金面上项目（31670452）；澜沧江-湄公河合作专项基金项目和中国科学院“西部之光”人才培养引进计划 [Supported by the 135 Program of CAS (2017XTBG-F03, 2017XTBG-F01); the National Natural Science Foundation of China (31670452); Lancang-Mekong Cooperation (LMC) Special Fund, and CAS “Light of West China” Program] 。

作者简介：全东丽(1996-)，女，广东茂名人，硕士研究生，主要研究方向为生物多样性与保护，（E-mail）quandongli@xtbg.ac.cn。

***通信作者：**宋亮，博士，副研究员，研究方向为植物生态、恢复生态，（E-mail）songliang@xtbg.ac.cn。

China; 3. *Core Botanical Gardens, Chinese Academy of Sciences*, Menglun 666303, Yunnan, China; 4. *Institute of Botany*, *University of Liege*, Sart Tilman 4000 Liege, Belgium)

Abstract: This study explored the bole epiphytic bryophytes in the tropical rain forest and the tropical evergreen broad-leaved forest in Xishuangbanna, aimed to reveal their composition, diversity patterns, and maintenance mechanisms. The study site is located in Mengla County. Ten sampling plots (20 m×20 m) of each vegetation type were chosen, and about ten tree individuals were sampled in each plot to survey the bole epiphytic bryophytes. The results were as follows: (1) In total, 60 species belonging to 39 genera and 20 families were recorded. Among them, 48 species belonging to 33 genera and 19 families were recorded in the tropical rain forest, and 19 species belonging to 14 genera and 9 families were recorded in the tropical mountain evergreen broad-leaved forest; (2) The dominant family of the tropical rain forest is Neckeraceae, while the dominant family of the tropical mountain evergreen broad-leaved forest is Sematophyllaceae; (3) The species richness, β and γ diversity of the tropical rain forest were higher than the tropical mountain evergreen broad-leaved forest; (4) The coverage of epiphytic bryophytes was significantly different among different diameter classes and bark roughness; (5) Pendants, fans, wefts, and rough mats prefer the tropical rain forest, while turfs, cushions, smooth mats gather in the tropical mountain evergreen broad-leaved forest; (6) The results of redundancy analysis showed that host characteristics, especially bark roughness, significantly affected the composition and distribution of life forms. Tropical rainforests provide a greater diversity of microhabitats than tropical evergreen broad-leaved forests, and thus harbor more epiphytic bryophyte species than the latter. Considering different bryophyte life forms were recorded in different vegetation types or host characteristics, life forms can be considered as an important indicator for forest monitoring and management.

Key words: Xishuangbanna, diversity, epiphyte, life form, distribution pattern

苔藓植物是 4.7 亿至 5.5 亿年前从水生藻类祖先绿藻成功登陆的首批绿色植物之一(Morris et al., 2018)。就物种多样性而言，苔藓植物是仅次于被子植物的第二大高等植物类群，是生物多样性的重要组成部分（Crosby et al., 2000）。虽然与绿藻相比，苔藓植物在形态结构和繁殖特性方面有了显著的进化。然而，由于没有根的分化（Ligrone et al., 2008）、主要通过配子体表面吸收水分和养分、有性生殖过程必须依赖于水（Steinhorst & Kudla, 2017）、变水（poikilohydry）等特性，苔藓植物对气候条件和环境变化非常敏感（Azuelo et al., 2011; Song et al., 2012; He et al., 2016; Shi et al., 2017）。而生物应对环境变化的能力因物种而异（Willis & MacDonald, 2011; Jaeschke et al., 2013; Bocedi et al., 2014）。栖息地破碎化和气候变化的综合影响可能导致群落中物种组成和多样性的实质性变化（Mantyka-Pringle et al., 2015）。在这样的背景下，苔藓植物的群落组成可能发生明显变化（Frego, 2007; Sporn et al., 2010; Löbel et al., 2018）。

苔藓植物生活型反映了其对特定生境长期适应而表现出的形态和外貌特征（表 1）（Mägdefrau, 1982; Bates, 1998; Glime, 2017）。苔藓植物生活型作为苔藓植物生存策略之一，与环境中的水分和光照条件密切相关，可作为环境条件的重要指示指标（Bates, 1998; Oishi, 2009; Glime, 2017）。通常垫状型和丛集型在具有充足光照、干旱的环境中占优势，树型、交织型、悬垂型和扇型则通常占据荫蔽、湿润的环境，平铺型多见于相对干燥的环境，其下细分的细平铺型偏好荫蔽而粗平铺型多分布于有充足光照的环境（Bates, 1998; Glime, 2017; Löbel et al., 2018）。因此，苔藓植物的生活型与其栖息地的环境条件紧密相关，体现了苔藓

表 1 苔藓植物主要的生活型（Bates, 1998; Glime, 2017）

Table 1 Major bryophyte life forms (Bates, 1998; Glime, 2017)

生活型 Life form	特征 Characteristic
一年生型 Annuals	先锋者，不能生长到第二年 Pioneers, no vegetative shoots survive to the second year
丛集型 Turfs	主枝直立而平行，疏松或紧密排列，分枝少 Upright and parallel main branches are loose or closely arranged with few branches
矮丛集型 Short turfs	分枝主要接近基部，高不到 2cm，通常于开阔的矿质土壤和岩石上 Branches mostly near base, less than 2cm high. Habitat: open mineral soils and rocks
高丛集型 Tall turfs	具疏松的、明显的侧向分枝，或在接近顶端处产生新的分枝，高 2cm 以上，通常生于温带森林地面 With loose, lateral branches, or giving rise to new branches near apex, more than 2cm high. Habitat: temperate forest floor
垫状型 Cushions	由最初的中心点生长形成圆顶状群落，分枝和主枝具有相同的生长方向，通常生于岩石、树皮、高山、北极、南极等 Dome-shaped community growing from the initial center point, branches and main stems grow in the same direction. Habitat: rocks, bark, alpine, Arctic, Antarctic
平铺型 Mats	植株体匍匐在基质上，以假根固着于基质。通常生于岩石、树皮上，在热带地区通常附生于叶面 Attached to the substrate with rhizoids and creep over the substrate. Habitat: rocks, bark, or epiphyllous in tropics
粗平铺型 Rough mats	具有丰富直立的分枝 With abundant erect branches
细平铺型 Smooth mats	分枝平躺，与基质紧密贴伏 The branches lie flat and cling to the substrate
交织型 Wefts	植株体相互交织缠绕，形成疏松层叠的集群，通常分枝，少有假根与基质附着，通常生于温带森林地面 Plants are intertwined with each other to form a loosely stacked cluster, which usually branched and with few rhizoids attached to the substrate. Habitat: temperate forest floor
悬垂型 Pendants	主要是附生的，主枝在某一附着点下垂生长，通常见于热带云雾林 Mostly epiphytic and the main stem hang down from the point of contact. Habitat: tropical cloud forests
尾型 Tails	径向叶，匍匐，分枝远离基质。通常生于岩石、树上，喜阴 Radially leafed, creeping, shoots stand away from the substrate. Habitat: on rocks and trees, shade-loving
扇型 Fans	生长于垂直基质上，在同一平面上重复分枝形成扁平表面，喜多雨生境 Growing on a vertical substrate, repeating branching on the same plane to form a flat surface. Habitat: usually where there is lots of rain
树型 Dendroids	合轴枝条，起初沿基部匍匐，后期直立，上部具有顶簇的分枝或大形叶，生有具有光合作用的叶，通常生于潮湿的地面上 With a main stem, initially creeping along the base and erect later, and with apical clusters of branches or large photosynthetic leaves on the top. Habitat: moist ground.
旗型 Streamer	长而漂浮的茎，见于小溪和湖泊 Long, floating stems in streams and lakes

物种所承受的选择压力，具有适应性意义（Glime, 2017）。

苔藓植物是附生植物的重要组成部分(Nadkarni, 1984)。附生植物群落的聚集受其自身的扩散能力、地理隔离、植被类型以及宿主特性等的影响(Campos et al., 2006; Klimes et al., 2012)。不同的植被类型具有不同的内部环境条件，直接影响着苔藓植物的种类与分布（汪岱华等, 2012; Gehrig-Downie et al., 2013）。另外，宿主在一棵树上提供不同的基质和各种不同的微生境（microhabitats）（Sanger & Kirkpatrick, 2016），附生植物群落的物种组成和多度随宿主大小、高度以及树皮特征的变化而变化（Song et al., 2015a; Wang et al., 2016; Patiño et al., 2018）。例如，宿主径级越大代表其接受附生植物建群的时间可能更长、能够提供更宽的定殖面积以及具有更高的微生境异质性，树皮粗糙度越高通常意味着具有更强的吸水性和更高的持水力，可能为附生植物提供更丰富的腐殖质和定殖空间（Sáyago et al., 2013; Wagner et al., 2015; Taylor & Burns, 2015）。宿主植物的这些特征直接影响着附生苔藓物种及其生活型组成。

西双版纳是东喜马拉雅和印–缅生物多样性热点和关键地区的一部分，是世界生物多样性保护的关键和热点地区（Myers et al., 2000; Tordoff et al., 2012; Corlett, 2014），分布有我国面积最大的热带森林植被（朱华等, 2015）。热带雨林是西双版纳主要的地带性植被。由于西双版纳的山原地貌，在热带雨林水平地带性植被之上的山地发育有一系列垂向地带性植被，热带山地（低山）常绿阔叶林亦称季风常绿阔叶林，则是西双版纳主要的山地植被类型（朱华等, 2015）。然而，刀耕火种、橡胶种植、林下经济等人类活动正大面积破坏该地区的森林植被，导致该地区生物多样性的迅速丧失（朱华等, 2015）。但是，目前针对西双版纳地区不同植被类型苔藓植物多样性的调查研究还很少（Song et al., 2015a; 沈婷等, 2019），对未来开展该地区苔藓植物多样性及其保护工作而言非常不利。因此，本研究通过对西双版纳地区两种典型植被类型附生苔藓植物的物种和生活型组成及分布格局的调查，旨在回答：（1）两种植被的附生苔藓组成和分布格局有何特征；（2）两种植被附生苔藓组成和分布格局在多大程度上受宿主胸径和树皮粗糙度的影响。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

西双版纳傣族自治州（99°56′–101°50′ E，21°08′–22°36′ N）位于云南省南部边缘，属于横断山系南部无量山山脉和怒山山脉的余脉，整体地势表现为周围高、中部低，以山地为主，其中分布着许多宽谷盆地、环状低丘和低地，地形错综复杂，地势起伏较大；气候上属于西部型热带季风气候，主要受印度洋季风控制，年均温 15.1~21.7 ℃，年降雨量 1 193~2 491 mm，降雨时空分配不均，有明显的干、湿季之分，一般 2 月降雨最少，7 月、8 月降雨最多，东部降雨量大而西部降雨量较少；冬、春季节多雾，尤其在 11 月至次年 2 月期间，雾日达 70%以上，浓雾降水量高达 0.1~0.3 $mm \cdot d^{-1}$；森林植被包括 32 个较为典型的群系，分属于 7 个主要的植被型，即热带雨林、热带季节性湿润林、热带季雨林、热带山地（低山）常绿阔叶林、热带棕榈林、暖热性针叶林和竹林（朱华等, 2015）。

西双版纳的热带雨林是在热带季风气候下发育的，是在水分、热量和海拔达到极限条件下的热带雨林。热带雨林又进一步划分为两种亚型，即在海拔 800 m 以下沟谷雨林两侧及低丘台地所分布的热带季节雨林，其与典型的热带雨林相比表现为偏干性且呈现季节性变化，以及紧接季节雨林上缘的热带山地雨林，其以热带种群为主并混杂一定数量的亚热带树种，显示出在生态特征与区系组成上热带季节雨林向南亚热带季风常绿阔叶林过渡的特点。热带山地常绿阔叶林则是指分布于热带非石灰岩山地的常绿阔叶林，其常绿乔木无论在种数还是

个体数上均达乔木总数的 90%以上，整个森林呈常绿季相（朱华等, 2015）。

1.2 样地设置与调查方法

本研究选择西双版纳森林生态系统国家野外科学观测研究站位于勐腊县的样地进行调查，以样地内的热带雨林和热带山地常绿阔叶林两种植被类型作为研究对象，每种类型选择 10 个 20 m×20 m 的样方，每个样方选择 10 棵样树。样树的选择以胸径 20 cm 以上的大树优先，数量不足再选取胸径较小的样树。记录样树的胸径和树皮粗糙度信息（表 2）。在每株样树 1.5 m 处的西南面用 20 cm×20 cm 的方格网（16 格×16 格）调查附生于树干上的苔藓，记录苔藓物种、苔藓生活型及所占方格数（Song et al., 2015a）。

样树胸径在树干离地面 1.3 m 处测量，根据胸径大小，将胸径划分为 5 个径级，即 1=20 cm 以下；2= 20 ~30 cm；3= 30~40 cm；4= 40~60 cm；5= 60 cm 及以上。树皮粗糙度参照 Male 和 Roberts（2005）的方法进行目测评估，即将树皮粗糙度划分为 9 个等级，分别为 1.非常平滑；3.平滑但有裂纹；5.有浅裂沟；7.有较深沟壑；9.布满起伏不平的深沟壑；2、4、6、8 为上述等级之间的过渡类型。根据苔藓生活型的划分标准（Glime, 2017），结合野外实际情况，本研究将西双版纳两种植被类型中的附生苔藓植物生活型划分为扇型（Fans）、粗平铺型（Rough mats）、细平铺型（Smooth mats）、悬垂型（Pendants）、交织型（Wefts）、垫状型（Cushions）和丛集型（Turfs）7 种类型。两种植被类型附生苔藓的物种组成、生活型划分与频度数据见附录所示。

表 2 两种植被的总体环境及采样情况

Table 2 Environmental conditions and sampling conditions of the two vegetation types

	热带雨林 TRF	热带山地常绿阔叶林 TMF
地点 Name of the place	勐腊县补蚌村 Bubeng village	勐腊县回龙村 Huilong village
经纬度 Latitude and Longitude	101°35′ E , 21°37′ N	101°33′ E , 21°36′ N
平均海拔 Altitude range（m）	707	1316
坡向 Aspect	东	东
旱季平均温度 Average temperature in the dry season（℃）	16.34	16.21
优势树种 Dominant tree species	望天树、幌伞枫、羽叶白头树 *Parashorea chinensis*, *Heteropanax fragrans*, *Garuga pinnata*	截头石栎、湄公栲、银木荷 *Lithocarpus truncates*, *Castanopsis mekongensis*, *Schima argentea*
平均径级 Mean diameter class	2.94±1.76	2.21±0.90
平均树皮粗糙度 Mean bark roughness	3.20±1.38	5.86±1.75
样树总物种数 Species richness of tree being sampled	47	9
样树总个体数 Individuals of tree being sampled	97	83

注：**TRF**. 热带雨林；**TMF**. 热带山地常绿阔叶林。下同。

Note: **TRF**. Tropical rainforest; **TMF**. Tropical mountain evergreen broad-leaved forest. The same below.

1.3 标本鉴定与名录系统

苔鲜植物标本鉴定主要参考《云南植物志》第 17 卷−19 卷（高谦和曹同, 2000; 黎兴江, 2002, 2005）。对未能鉴定的物种，请教有关专家协助鉴定。凭证标本存放于中国科学院西双版纳热带植物园恢复生态研究组实验室。苔藓植物名录采用 Goffinet 系统（Goffinet, 2009）对科属一级的分类学单元进行编排。

1.4 数据分析

由于苔藓植物的个体数目不易测量，因此附生苔藓植物的多度用盖度代替。某种附生苔藓植物的盖度由其所占方格网面积计算。所有数据分析使用 R 3.6.1（R Development Core Team, 2019）完成。

1.4.1 重要值

由于苔藓植物特殊的性质，苔藓植物优势度的度量需要同时考虑盖度和频度指标。因此，附生苔藓植物优势科、属、种的确定采用重要值（*IV*）公式计算：

$$IV = \frac{F + C}{2} \times 100$$

式中，相对频度 *F* =某种附生苔藓出现的频度/所有附生苔藓出现的频度之和，相对盖度 *C*=某种附生苔藓植物的盖度/所有附生苔藓物种出现的盖度之和。

1.4.2 物种累积曲线

通过 R 3.6.1 中 vegan 包的 specaccum 函数作出物种累积曲线，检验样本数量是否足够代表森林中附生苔藓植物实际的物种丰富度。

1.4.3 多样性指数

两种森林附生苔藓植物多样性的度量使用 α、β 和 γ 多样性指数进行，其中：

α 多样性指数包括每个样方的平均物种丰富度（*S*）、Margalef 指数（*d*）、Shannon-Weiner 多样性指数（*H'*）和 Simpson 指数（*D*）：

$$d = (S-1)/lnN \quad ; \quad H' = -\sum_{i=1}^{S} P_i \ln P_i \quad ; \quad D = 1 - \sum_{i=1}^{S} P_i^2$$

式中：*S* 为所有附生苔藓植物种数；*N* 为所有附生苔藓物种出现的盖度之和；P_i 为第 *i* 种附生苔藓植物的相对盖度。

β 多样性指数即 Whittaker 指数：$\beta_w = \gamma/\alpha - 1$。。

γ 多样性即该森林类型附生苔藓植物的总物种数（Li et al., 2013）。

多样性指数通过 R 语言 psych 软件包（Revelle et al., 2018）的 alpha 函数得到。

1.4.4 组间差异检验

检验附生苔藓植物物种和生活型在两种植被的分布格局以及不同径级、不同粗糙度宿主上附生苔藓植物物种丰富度和盖度。在进行分析前对各数据进行 Shapiro-Wilk 正态性检验和 Bartlett 方差齐性检验，对于均满足条件的数据使用 *t* 检验，对于不满足正态性检验的数据使用非参数的 Pairwise Wilcoxon 秩和检验和 Kruskal-Wallis 秩和检验，对于满足正态性但方差不齐的数据使用近似性 *t* 检验。

1.4.5 直接排序分析

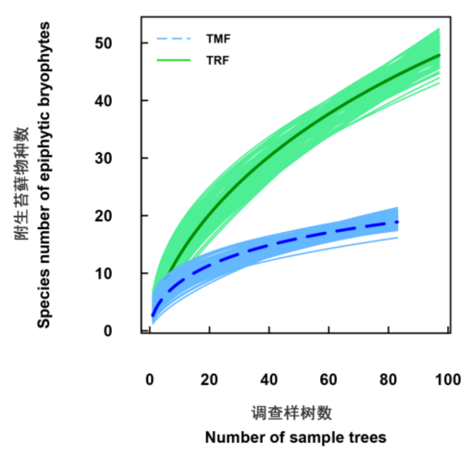
分析两种植被附生苔藓植物物种和生活型的分布格局受宿主径级和树皮粗糙度特性影响的程度。物种数据矩阵每行为一个样方，每列为对应样方的一种苔藓或生活型的盖度，环境因子矩阵每行为一个样方，每列为一个宿主特性因子。使用 R 语言 psych 包的 corr 函数对宿主特性因子进行 Spearman 相关性分析，对相关的两个因子只保留其中关系最密切的一个。Spearman 相关分析结果表明，本研究的两个宿主特性因子之间无显著共线性。在进行排序分析之前，先使用 vegan 包（Jari et al., 2019）的 decorana 函数进行除趋势对应分析（detrended correspondence analysis，DCA），判别选择冗余分析（redundancy analysis，RDA）还是典范对应分析（canonical correspondence analysis，CCA）。如果 DCA 排序 “Axis lengths” 前 4 个轴中最大值小于 3，则选择 RDA 分析；超过 4，则选择 CCA 分析；在 3~4 之间，则 RDA 或 CCA 分析都适用。DCA 结果表明，本研究对附生苔藓物种与宿主特性因子进行 CCA 分析，对附生苔藓生活型与宿主特性因子进行 RDA 分析。使用 vegan 包的 permutest 函数对排序结果进行蒙特卡罗置换检验（Monte Carlo permutation test），检验宿主特性因子对苔藓

物种或生活型分布的解释量是否显著。使用 vegan 包的 envfit 函数检验每个宿主特性因子的显著性。

2 结果与分析

2.1 两种植被附生苔藓植物物种组成

本次调查共记录附生苔藓植物 20 科 39 属 60 种，其中热带雨林附生苔藓植物共 19 科 33 属 48 种，热带山地常绿阔叶林附生苔藓植物共 9 科 14 属 19 种，共有种 6 种。从物种累积曲线来看（图 1），热带雨林附生苔藓植物的物种丰富度还略有上升的趋势，而热带山地常绿阔叶林的物种累积曲线已基本接近渐近线，说明本次调查样本量对于热带山地常绿阔叶林的附生苔藓物种丰富度基本足够，热带雨林则还具有更高的苔藓物种丰富度有待调查，后续研究需要增加调查样树的数量。



TRF. 热带雨林；**TMF**. 热带山地常绿阔叶林。下同。

TRF. Tropical rainforest; **TMF**. Tropical mountain evergreen broad-leaved forest. The same below.

图 1 两种植被附生苔藓物种累积曲线

Fig. 1 Species accumulation curves of epiphytic bryophytes in the two vegetation types

根据重要值，排列前 3 的优势科、属、种如表 3 所示。优势科方面，3 个优势科代表了超过 66%的附生苔藓出现频度和盖度，其中对于热带山地常绿阔叶林，优势科覆盖了超过 86%的附生苔藓出现频度和盖度。此外，热带雨林附生苔藓优势科所含种数（17 种）占其总种数的 35.42%，热带山地常绿阔叶林附生苔藓优势科所含种数（10 种）占其总种数的 52.63%，代表了所在植被类型附生苔藓植物的主要群体。优势属方面，热带雨林附生苔藓的前 3 个优势属均属于最优势的平藓科，所含种数（5 种）占其总种数的 10.42%；热带山地常绿阔叶林附生苔藓排列前 3 的优势属分别对应其优势科的顺序，所含种数（7 种）占其总种数的 36.84%。优势种方面，两种植被类型的优势种均在其前 3 优势科和优势属内。从表中数据可看出，两种植被类型的附生苔藓优势科、属、种的代表性均较高。

表 3 两种植被附生苔藓植物优势科、属、种

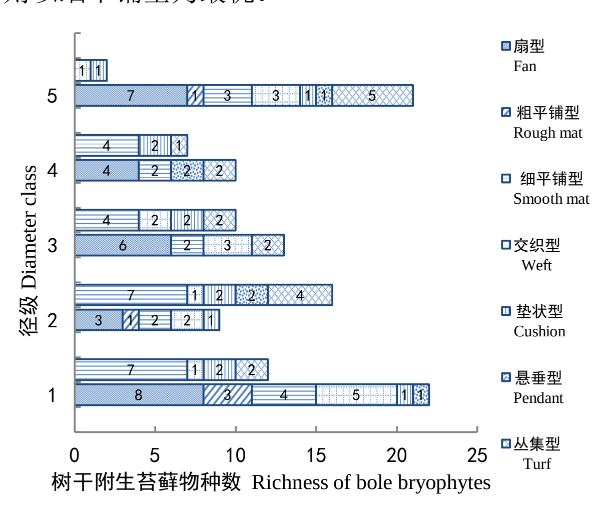
Table 3 Dominant families, genus and species of epiphytic bryophytes in the two vegetation types

	植被类型 Vegetation	1	2	3	相对频度 Relative frequency（%）	相对盖度 Relative coverage（%）	重要值 Important value（%）
优势科	TRF	平藓科	羽苔科	青藓科	69.99	66.21	68.11

Dominant families		Neckeraceae	Plagiochilaceae	Brachytheciaceae			
	TMF	锦藓科 Sematophyllaceae	花叶藓科 Calymperaceae	白发藓科 Leucobryaceae	88.38	86.25	87.32
优势属 Dominant genus	TRF	树平藓属 *Homaliodendron*	尾枝藓属 *Caduciella*	拟平藓属 *Neckeropsis*	49.05	51.56	50.30
	TMF	锦藓属 *Sematophyllum*	花叶藓属 *Calymperes*	白发藓属 *Leucobryum*	74.75	82.22	78.48
优势种 Dominant species	TRF	钝叶蜷叶藓 *Homaliodendron microdendron*	小蜷叶藓 *Homaliodendron exiguum*	尾枝藓 *Caduciella mariei*	38.10	44.04	41.07
	TMF	矮锦藓 *Sematophyllum subhumile*	剑叶花叶藓 *Calymperes fasciculatum*	绿色白发藓 *Leucobryum chlorophyllosum*	65.66	72.23	68.94

2.2 两种植被附生苔藓植物生活型组成

热带雨林附生苔藓植物具有全部 7 种生活型，最主要的 2 种生活型为扇型（15 种，占其全部种的 31.25%）和细平铺型（10 种，占其全部种的 20.83%）；热带山地常绿阔叶林附生苔藓植物只出现 5 种生活型，没有出现扇型和粗平铺型这两种生活型，最主要的 2 种生活型为细平铺型（9 种，占其全部种的 47.37%）和丛集型（4 种，占其全部种的 21.05%）。每一径级（图 2）及每一树皮粗糙度等级（图 3），热带雨林附生苔藓生活型都以扇型为最优，热带山地常绿阔叶林则以细平铺型为最优。



每个径级的下柱形代表热带雨林，上柱形代表热带山地常绿阔叶林。下同。

The lower column of each diameter class represents the tropical rainforest and the upper column represents the tropical mountain forest. The same below.

图 2 两种植被不同径级宿主各生活型的附生苔藓种数

Fig. 2 Species richness of epiphytic bryophytes in different diameter classes of hosts in the two vegetation types

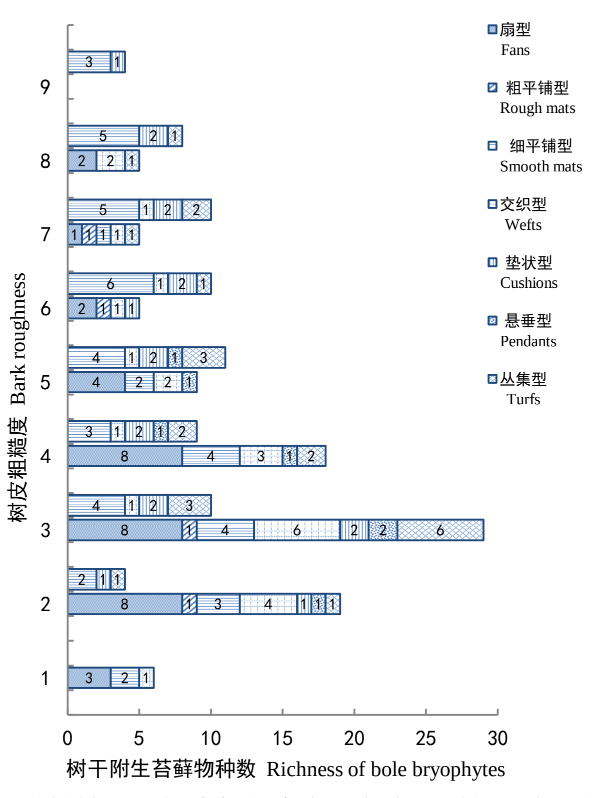


图 3 两种植被不同树皮粗糙度宿主各生活型的附生苔藓种数

Fig. 3 Species richness of epiphytic bryophytes in different bark roughness ranks of hosts in the two vegetation types

2.3 两种植被附生苔藓植物物种、生活型、宿主特性的比较

热带雨林的附生苔藓植物多样性指数为 1.538，热带山地常绿阔叶林的附生苔藓植物多样性指数为 1.357。比较分析结果表明（表 4），两种植被附生苔藓植物的物种丰富度（*P*=0.017）、Marglef 指数（*P*=0.003），不同径级（*P*=0.007）、不同树皮粗糙度（*P*=0.005）宿主附生苔藓植物的盖度存在显著差异。

表 4 两种植被类型附生苔藓多样性指数比较

Table 4 Comparison of the diversity indexes and host characteristics of epiphytic bryophytes between the two vegetation types

	热带雨林 TRF	热带山地常绿阔叶林 TMF	*F*	*P*
盖度 Coverage	244.53±39.73	341.41±39.73	3.08	0.096
α 多样性 α diversity				
物种丰富度（*S*）	9.5±0.81	6.9±0.57	6.96	0.017 *
Marglef 指数 Marglef index（*d*）	1.57±0.14	1.02±0.09	11.33	0.003 **
Shannon 指数 Shannon index（*H'*）	1.54±0.09	1.36±0.08	2.28	0.149
Simpson 指数 Simpson index（*D*）	0.69±0.03	0.67±0.03	0.19	0.666
β 多样性 β diversity	4.05	1.75	—	—
γ 多样性 γ diversity	48	19	—	—

2.4 两种植被附生苔藓植物物种和生活型分别与宿主特性的排序分析结果

为了解宿主的胸径和树皮粗糙度对苔藓物种及其生活型分布格局的影响，进行直接排序分析。苔藓物种与宿主特性的 CCA 排序结果显示（图 4），CCA 前两轴对物种分布方差变化的总解释量为 26.29%（P=0.001），表明宿主径级和树皮粗糙度与苔藓物种的分布是显著相关的，且后者的影响更大。对径级和树皮粗糙度进行偏分析，结果显示径级因子和树皮粗糙度因子各自单独所能解释的变量分别为 13.15%（r^2=0.950，P=0.001）和 13.10%（r^2=0.855，P=0.001），表明径级和树皮粗糙度对附生苔藓物种分布的影响大致相等。

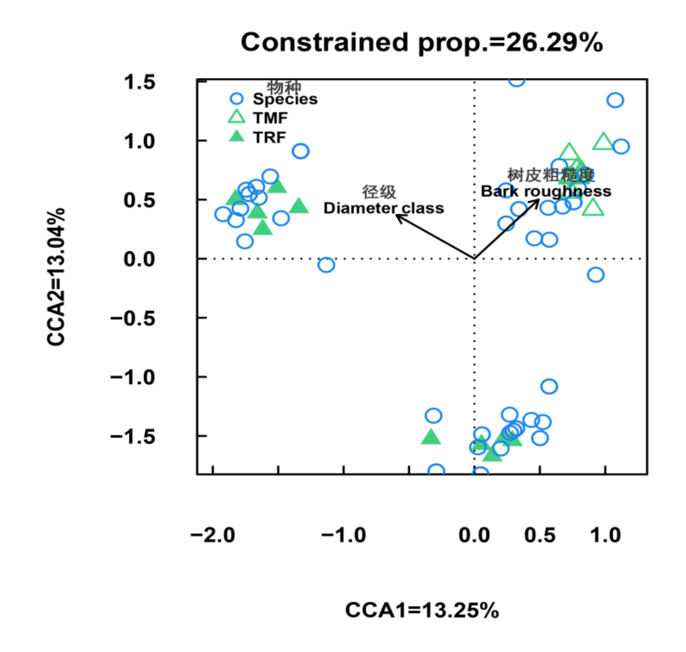


图 4 附生苔藓物种与宿主特性的典范相关分析排序图

Fig. 4 Canonical correspondence analysis ordination of species of epiphytic bryophyte and their host characters

附生苔藓生活型与宿主特性的 RDA 排序结果显示（图 5），RDA 前两轴对生活型分布方差变化的总解释量为 46.18%（P=0.001），第一轴的解释量（40.81%）为第二轴解释率（5.37%）的五倍，表明附生苔藓生活型的分布主要与第一轴相关。径级和树皮粗糙度的偏分析结果表明，径级对附生苔藓生活型分布的解释量为 2.78%（r^2=0.612，P=0.001），树皮粗糙度因子单独的解释量为 47.65%（r^2=0.782，P=0.001）。表明生活型的分布主要受宿主树皮粗糙度的影响。从图中可看出，热带雨林和热带山地常绿阔叶林的样方点明显分离聚集于各自植被，生活型也明显对植被类型有所偏好而向两边集聚，表现为悬垂型、扇型、交织型、粗平铺型集聚于热带雨林，丛集型、垫状型、细平铺型集聚于热带山地常绿阔叶林。

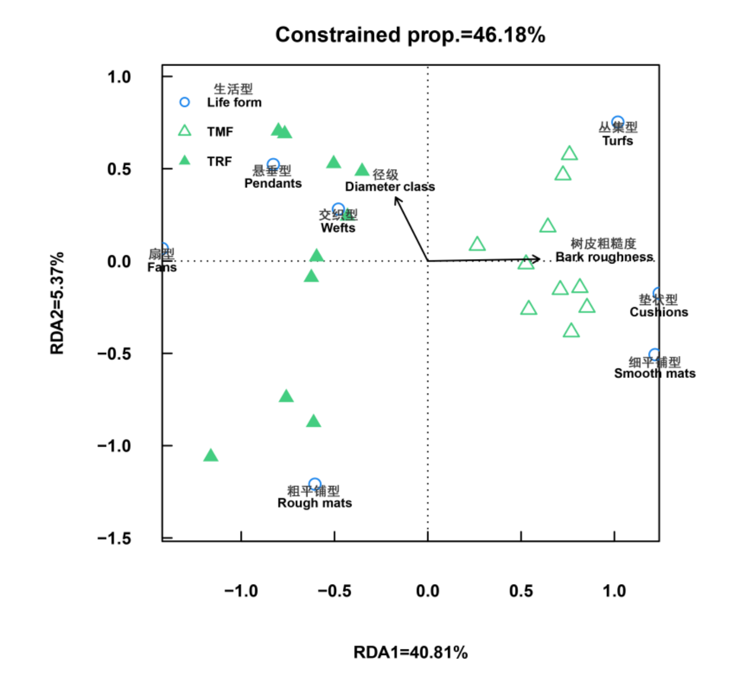


图 5 附生苔藓生活型与宿主特性的冗余分析排序图

Fig. 5 Redundancy analysis ordination of life forms of epiphytic bryophyte and their host characters

3 讨论与结论

3.1 两种植被附生苔藓植物多样性、分布格局及其驱动因子

不同森林类型中苔藓植物的物种丰富度通常与空气湿度和林冠郁蔽度有密切关系（Gradstein & Sporn, 2010）。热带雨林的林冠较密、林下湿度较高、光照较弱，有利于依靠体表吸收水分和养分的附生苔藓植物生长（Song et al., 2015b）。森林苔藓植物多样性和组成的最主要影响因素是不同微生境（microsites）的可获得性和异质性（Tina et al., 2009）。Ódor et al.（2013）对人工管理的温带森林中的附生苔藓的物种组成格局和驱动因素进行了研究，表明苔藓植物对微气候（microclimate）（包括光照、温度和空气湿度）的连续性非常敏感。本研究的热带雨林具有更高的β 和γ 多样性，说明热带雨林附生苔藓植物群落组成变化较明显，反映了热带雨林能提供更多样的生境，孕育更为丰富的附生苔藓植物。

一般认为，宿主胸径、树皮粗糙度越大，附载的附生植物种数和数量越多（Wagner et al., 2015; Zhao et al., 2015; Wang et al., 2016）。本调查的结果表明：宿主径级和树皮粗糙度与苔藓物种的分布是显著相关的，不同径级和不同树皮粗糙度宿主上的苔藓植物盖度差异显著，但是物种丰富度差异不显著。其可能原因之一是先锋种率先在有限的树皮上发展成为优势种群，限制了其他物种的定殖和建立，使得大径级和粗树皮表面的物种丰富度没有明显增加，而先锋优势种群随着时间的累积在树皮表面发展壮大，因此只在盖度方面表现出显著差异，而物种丰富度方面差异不显著。而 Gradstein & Culmsee（2010）关于苔藓植物与宿主胸径、树皮粗糙度关系的研究则显示，一些苔藓物种表现出对大胸径和粗树皮有明显偏好，但是物种丰富度与胸径不相关，与树皮粗糙度仅微弱相关。另外，除了本研究关注的宿主径级和粗糙度，宿主的其他特性，包括宿主树皮 pH 值、持水力和质地等，均与附生植物的附着生长紧密关联（Ma et al., 2009; Song et al., 2011）。和其他植物一样，附生植物群落的组成和多样性格局受到环境因子、生物相互作用和中性过程的综合影响(Götzenberger et al., 2012;

Ovaskainen et al., 2017)。如 Patiño et al.（2018）发现，由于受到扩散的限制（中性过程），小空间尺度的附生植物群落具有很高的相似性，即在相互接近的树木之间，附生植物的物种组成非常相似。生物间的相互作用关系同样可能影响附生植物群落构建和物种共存，但目前我们对附生植物之间的竞争、共存等相互作用关系仍知之甚少（Rydin, 2009），有待将来进一步深入研究。

3.2 两种植被附生苔藓植物的生活型组成及其与宿主特性之间的关系

苔藓植物的生活型是其对环境条件的适应表现，通过分析不同生境下苔藓植物的生活型特征，能够揭示苔藓植物与环境之间的关系（Kürschner, 2004）。本研究中，RDA 排序图明显地把附生苔藓植物的生活型分别向两类植被集聚，表现为树型、交织型、悬垂型和扇型更更多分布于热带雨林，而垫状型和丛集型更多分布于热带山地常绿阔叶林。而通常树型、交织型、悬垂型和扇型多出现于荫蔽、湿润的环境，垫状型和丛集型则偏好具有充足光照、相对干旱的环境（Gradstein & Sporn, 2010; Glime, 2017），这与两类森林林下的微气候环境相一致，较好地验证了生活型作为反映环境条件指标的理论。对于生活型与环境条件尤其是水分和光照条件密切相关的现象，一些学者也做出了部分解释。例如：平铺型群落与基质紧密接触的特点使其能够更好地抵御干旱环境（Bates, 1998）；垫状型群落位于边缘的植株由于比居于中央的植株要遭受更多的脱水风险，因此往往比中央部分生长得更少，其半球形剖面可能就是这样形成的（Bates, 1998）；而丛集型群落有助于降低苔藓侧枝（shoot）和大气的接触面积，减少大气在侧枝空隙之间的流动，有效地减少水分蒸发，从而适应相对干旱的生境（吴鹏程, 1998）。从生理角度来看，藓类叶细胞有疣是其适应干旱环境的进化特征，而从集型苔藓叶细胞有疣的种类比例高达 36.2%，因此耐旱性较强（Bates, 1998）；扇型群落形成的扁平光合表面则非常适合于在潮湿环境中截留空气中的水分，其较高的细胞壁弹性、耐干旱的渗透调节能力、低光饱和度和低光合补偿点等特点使其能够适应荫蔽、湿润的环境（Song et al., 2015b）。苔藓植物的生活型与其生存策略之间存在着很强的相关性（During, 1979; Bates, 1998; Kürschner et al., 1999）。因此，通过分析不同环境下优势苔藓植物生活型及其分布情况，可更好地掌握苔藓植物所在群落的生境状况（Kürschner et al., 1999; Oishi, 2009; Glime, 2017）。

另外，RDA 结果还表明宿主特性特别是树皮粗糙度显著影响苔藓植物生活型的组成和分布。Culberson（1955）认为树皮因子是决定森林附生植物组成和分布的最重要因素。因为附生植物群落主要受湿度的控制，与其他基质相比，树皮是一种干燥的生境，通常含水量很少，因此与树皮含水量直接相关的树皮粗糙度对附生其上的植物起决定作用，是解释附生植物组成和分布的一个重要因素（Barkman, 1958）。生活型作为苔藓植物适应环境的一种功能性状，在不同粗糙度的树皮上也会表现出不同的适应性状。如 Gradstein & Sporn（2010）的研究发现，光滑树皮上多见平铺型群落，认为平铺型是苔藓植物在光滑基质上成功建立的一种策略。生活型作为苔藓植物适应其所处环境条件的一种表现，其组成和分布状况可有效反映微生境中的水热条件。考虑到不同森林类型或宿主特性条件下孕育着生活型组成迥异的苔藓植物，因此可考虑将苔藓生活型作为今后森林监测的一项重要指标。

致谢：感谢中国科学院昆明植物研究所马文章老师协助鉴定标本，感谢云南西双版纳森林生态系统国家野外科学观测研究站对野外调查工作的支持，感谢中国科学院-昆士兰州生物技术合作项目组（编号：GJHZ1130）提供部分样地背景资料（表 2）。

参考文献：

AZUELO AG, SARIANA LG, PABUALAN MP, 2011. Some medicinal bryophytes: their ethnobotanical uses and morphology[J]. Asian J Biodivers, 2(1): 49-80.

BARKMAN JJ, 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes [M]. Assen: Van Gorcum: 628.

BATES JW, 1998. Is' life-form'a useful concept in bryophyte ecology? [J]. Oikos, 82(2): 223-237.

BIRSE EM, 1958. Ecological studies on growth-form in bryophytes: III. The relationship between the growth-form of mosses and ground-water supply[J]. J Ecol, 46(1): 9-27.

BOCEDI G, ZURELL D, REINEKING B, et al., 2014. Mechanistic modelling of animal dispersal offers new insights into range expansion dynamics across fragmented landscapes[J]. Ecography, 37(12): 1240-1253.

CAMPOS RI, VASCONCELOS HL, RIBEIRO SP, et al., 2006. Relationship between tree size and insect assemblages associated with *Anadenanthera macrocarpa* [J]. Ecography, 29(3): 442-450.

CORLETT R, 2014. The ecology of tropical East Asia.[M]. 2nd ed. Oxford: Oxford University Press: 336.

CROSBY MR, MAGILL RE, ALLEN B, et al., 2000. A checklist of the mosses[M]. St. Louis: Missouri Botanical Garden: 55-246.

CULBERSON WL, 1995. The corticolous communities of lichens and bryophytes in the upland forests of northern Wisconsin[J]. Ecol Monogr, 25(2): 215-231.

DURING HJ, 1979. Life strategies of bryophytes: a preliminary review[J]. Lindbergia, 5: 2-18.

FREGO KA, 2007. Bryophytes as potential indicators of forest integrity[J]. For Ecol Manag, 242(1): 65-75.

GAO Q, CAO T, 2000. Flora yunnanica tomus (vol. 17)[M]. Beijing: Science Press: 1-650. [高谦, 曹同, 2000. 云南植物志 (第 17 卷)[M]. 北京: 科学出版社: 1-650.]

GEHRIG-DOWNIE C, OBREGON A, BENDIX J, et al., 2013. Diversity and vertical distribution of epiphytic liverworts in lowland rain forest and lowland cloud forest of French Guiana[J]. J Bryol, 35(4): 243-254.

GLIME JM, 2017. Bryophyte ecology subchapters. 18 : volume 1, chapt. 4-5: Adaptive strategies: growth and life forms [EB/OL]. [2020-2-08]. https://digitalcommons.mtu.edu /bryo-ecol-subchapters/18

GOFFINET B, BUCK WR, SHAW AJ, 2009. Morphology, anatomy, and classification of the Bryophyta[J]. Bryophyte Biol, 2: 55-138.

GRADSTEIN R, CULMSEE H, 2010. Bryophyte diversity on tree trunks in montane forests of Central Sulawesi, Indonesia[J]. Trop Bryol, 31(2): 95-105.

GRADSTEIN SR, SPORN SG, 2010. Land-use change and epiphytic bryophyte diversity in the Tropics[J]. Nova Hedwigia, 138: 311-323.

GÖTZENBERGER L, DE BELLO F, BRÅTHEN KA, et al., 2012. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects[J]. Biol Rev, 87(1): 111-127.

HE X, HE KS, HYVÖNEN J, 2016. Will bryophytes survive in a warming world?[J]. Perspect Plant Ecol Evol Syst, 19: 49-60.

JAESCHKE A, BITTNER T, REINEKING B, et al., 2013. Can they keep up with climate change?–Integrating specific dispersal abilities of protected *Odonata* in species distribution modeling[J]. Insect Conserv Divers, 6(1): 93-103.

JARI O, GUILLAUME BF, MICHAEL F, et al., 2019. vegan: community ecology package. R package version 2.5-6. https://CRAN.R-project.org/package=vegan

KIMMERER RW, 2005. Patterns of dispersal and establishment of bryophytes colonizing natural and experimental treefall mounds in northern hardwood forests[J]. The Bryologist, 108(3): 391-402.

KLIMES P, IDIGEL C, RIMANDAI M, et al., 2012. Why are there more arboreal ant species in primary than in secondary tropical forests?[J]. J Anim Ecol, 81(5): 1103-1112.

KÜRSCHNER H, 2004. Life strategies and adaptations in bryophytes from the Near and Middle East[J]. Turkish J Bot, 28(1-2): 73-84.

KÜRSCHNER H, FREY W, PAROLLY G, 1999. Patterns and adaptive trends of life forms, life strategies and ecomorphological structures in tropical epiphytic bryophytes a pantropical synopsis[J]. Nova Hedwigia, 69(1): 73-99.

LI S, LIU WY, LI DW, 2013. Bole epiphytic lichens as potential indicators of environmental change in subtropical forest ecosystems in southwest China[J]. Ecol Indic, 29: 93-104.

LI XJ, 2002. Flora yunnanica tomus (vol. 18)[M]. Beijing: Science Press: 1-525. [黎兴江, 2002. 云南植物志（第 18 卷)[M]. 北京：科学出版社: 1-525.]

LI XJ, 2005. Flora yunnanica tomus (vol. 19)[M]. Beijing: Science Press: 1-681. [黎兴江, 2005. 云南植物志（第 19 卷)[M]. 北京：科学出版社: 1-681.]

LIGRONE R, CARAFA A, DUCKETT JG, et al., 2008. Immunocytochemical detection of

lignin-related epitopes in cell walls in bryophytes and the charalean alga Nitella[J]. Plant Syst Evol, 270(3-4): 257-272.

LÖBEL S, MAIR L, LÖNNELL N, et al., 2018. Biological traits explain bryophyte species distributions and responses to forest fragmentation and climatic variation[J]. J Ecol, 106(4): 1700-1713.

MA WZ, LIU WY, LI XJ, 2005. Species composition and life forms of epiphytic bryophytes in old-growth and secondary forests in Mt. Ailao, SW China[J]. Cryptogam Bryol, 30(4): 477-500.

MALE TD, ROBERTS GE, 2005. Host associations of the strangler fig *Ficus watkinsiana* in a subtropical Queensland rain forest[J]. Austral Ecol, 30(2): 229-236.

MANTYKA-PRINGLE CS, MARTIN TG, RHODES JR, 2012. Interactions between climate and habitat loss effects on biodiversity: A systematic review and meta-analysis[J]. Glob Chang Biol, 18(4): 1239-1252.

MORRIS JL, PUTTICK MN, CLARK JW, et al., 2018. The timescale of early land plant evolution[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 115(10): E2274-E2283.

MYERS N, MITTERMEIER RA, MITTERMEIER CG, et al., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities[J]. Nature, 403(6772): 853.

MÄGDEFRAU K, 1982. Bryophyte ecology: Life-forms of bryophytes[M]. Dordrecht: Springer: 45-58.

NADKARNI NM, 1984. Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical elfin forest[J]. Biotropica, 16(4): 249-256.

ÓDOR P, KIRÁLY I, TINYA F, et al., 2013. Patterns and drivers of species composition of epiphytic bryophytes and lichens in managed temperate forests[J]. For Ecol Manag, 306: 256-265.

OISHI Y, 2009. A survey method for evaluating drought-sensitive bryophytes in fragmented forests: A bryophyte life-form based approach[J]. Biol Conserv, 142(12): 2854-2861.

OVASKAINEN O, TIKHONOV G, NORBERG A, et al., 2017. How to make more out of community data? A conceptual framework and its implementation as models and software[J]. Ecol Lett, 20(5): 561-576.

PATIÑO J, GÒMEZ-RODRÍGUEZ C, PUPO-CORREIA A, et al., 2018. Trees as habitat islands:

Temporal variation in alpha and beta diversity in epiphytic laurel forest bryophyte communities[J]. J Biogeogr, 45(8): 1727-1738.

REVELLE W, 2018. psych: Procedures for personality and psychological research, Northwestern University, Evanston, Illinois, USA, https://CRAN.R-project.org/package=psych Version = 1.8.12.

RYDIN H, 2009. Population and community ecology of bryophytes[M]//GOFFINET B. Bryophyte biology. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press: 393-444.

SANGER JC, KIRKPATRICK JB, 2016. Moss and vascular epiphyte distributions over host tree and elevation gradients in Australian subtropical rainforest[J]. Aust J Bot, 63(8): 696-704.

SÁYAGO R, OPEZARAIZA-MIKEL M, QUESADA M, et al., 2013. Evaluating factors that predict the structure of a commensalistic epiphyte–phorophyte network[J]. Proc Roy Soc B-Biol Sci, 280(1756): 20122821.

SHEN T, SONG L, GUO XL, et al., 2019. Habitat preferences of epiphytic bryophytes along the vertical gradient and their indicator functions in the tropical dipterocarp rain forest[J]. Guihaia, 39(6): 776-787. [沈婷，宋亮，郭新磊，等，2019. 龙脑香热带雨林附生苔藓沿宿主垂直梯度的微生境偏好及其指示作用[J]. 广西植物, 39(6): 776-787.]

SHI XM, SONG L, LIU WY, et al., 2017. Epiphytic bryophytes as bio-indicators of atmospheric nitrogen deposition in a subtropical montane cloud forest: Response patterns, mechanism, and critical load[J]. Environ Pollut, 229: 932-941.

SONG L, LIU WY, MA WZ, et al., 2011. Bole epiphytic bryophytes on *Lithocarpus xylocarpus* (Kurz) Markgr. in the Ailao Mountains, SW China[J]. Ecol Res, 26(2): 351-363.

SONG L, LIU WY, NADKARMI NM, 2012. Response of non-vascular epiphytes to simulated climate change in a montane moist evergreen broad-leaved forest in southwest China[J]. Biol Conserv, 152: 127-135.

SONG L, MA WZ, YAO YL, et al., 2015a. Bole bryophyte diversity and distribution patterns along three altitudinal gradients in Yunnan, China[J]. J Veg Sci, 26(3): 576-587.

SONG L, ZHANG YJ, CHEN X, et al., 2015b. Water relations and gas exchange of fan bryophytes and their adaptations to microhabitats in an Asian subtropical montane cloud forest[J]. J Plant Res, 128(4): 573-584.

SPORN SG, BOS MM, KESSLER M, et al., 2010. Vertical distribution of epiphytic bryophytes in

an Indonesian rainforest[J]. Biodivers Conserv, 19(3): 745-760.

STEINHORST L, KUDLA J, 2017. Plant science: sexual attraction channelled in moss[J]. Nature, 549(7670): 35.

TAYLOR A, BURNS K, 2015. Epiphyte community development throughout tree ontogeny: An island ontogeny framework[J]. J Veg Sci, 26(5): 902-910.

TINA F, MÁRIALIGETI S, KIRÁLY I, et al., 2009. The effect of light conditions on herbs, bryophytes and seedlings of temperate mixed forests in Őrség, Western Hungary[J]. Plant Ecol, 204(1): 69–81.

TORDOFF AW, BALTZER MC, FELLOWES JR, 2012. Key biodiversity areas in the Indo-Burma hotspot: process, progress and future directions[J]. J Threatened Taxa, 4(8): 2779-2787.

WAGNER K, MENDIETA-LEIVA G, ZOTZ G, 2015. Host specificity in vascular epiphytes: A review of methodology, empirical evidence and potential mechanisms[J]. AoB Plants, 7: plu092.

WANG DH, WANG YF, ZUO Q, et al., 2012. Bryophyte species diversity in seven typical forests of the West Tianmu Mountain in Zhejiang, China[J]. Chin J Plant Ecol, 36(6): 550-559. [汪岱华, 王幼芳, 左勤, 等, 2012. 浙江西天目山主要森林类型的苔藓多样性比较[J]. 植物生态学报, 36(6): 550-559.]

WANG X, LONG W, SCHAMP BS, et al., 2016. Vascular epiphyte diversity differs with host crown zone and diameter, but not orientation in a tropical cloud forest[J]. PLoS ONE, 11(7): e0158548.

WILLIS KJ, MACDONALD GM, 2011. Long-term ecological records and their relevance to climate change predictions for a warmer world[J]. Ann Rev Ecol Evol Syst, 42: 267-287.

WU PC, 1998. Bryological biology, introduction and diverse branches[M]. Beijing: Science Press: 1-357. [吴鹏程, 1998. 苔藓植物生物学[M]. 北京: 科学出版社: 1-357.]

ZHAO M, GEEKIYANAGE N, XU J, et al., 2015. Structure of the epiphyte community in a tropical montane forest in SW China[J]. PLoS ONE, 10(4): e0122210.

ZHU H, WANG H, LI BG, et al., 2015. Studies on the forest vegetation of Xishuangbanna[J]. Plant Sci J, 33(5): 641-726. [朱华, 王洪, 李保贵, 等, 2015. 西双版纳森林植被研究[J]. 植物科学学报, 33(5):641-726.]

附录 西双版纳地区两种主要植被类型附生苔藓物种组成、生活型与频度信息

Appendix Epiphyte bryophyte species, life forms and occurrence frequency information of the two typical vegetation types in Xishuangbanna

物种 Species	生活型 Life form	出现频度 Occurrence frequency																	
		总计 Total	热带雨林 TRF	热带山地林 TMF	径级 Diameter class						树皮粗糙度 Bark roughness								
					1	2	3	4	5		1	2	3	4	5	6	7	8	9
苔类 Liveworts																			
羽苔科 Plagiochilaceae																			
刺叶羽苔 *P. sciophila*	扇型 Fans	4			1	2			1	4			3	1					
裂叶羽苔 *P. furcifolia*	丛集型 Turfs	2	2					2					2						
容氏羽苔 *P. junghuhniana*	扇型 Fans	3	3		2		1				2	1							
纤细羽苔 *P. gracilis*	丛集型 Turfs	12	12				1	4	7			5	4	2			1		
羽苔科一种 *Plagiochilaceae* sp.	丛集型 Turfs	1	1						1				1						
羽状羽苔 *P. dendroides*	扇型 Fans	2	2		2						1	1							
圆头羽苔 *P. parvifolia*	扇型 Fans	1	1		1							1							
齿萼苔科 Lophocoleaceaevanden																			
南亚异萼苔 *Heteroscyphus zollingeri*	细平铺型 Smooth mats	1	1		1								1						
光萼苔科 Porellaceae																			

物种 Species	生活型 Life form	出现频度 Occurrence frequency																
		总计 Total	热带雨林 TRF	热带山地林 TMF	径级 Diameter class					树皮粗糙度 Bark roughness								
					1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	6	7	8	9
尖瓣光萼苔东亚亚种 *Porella acutifolia* subsp. *tosana*	扇型 Fans	1	1						1				1					
尖瓣光萼苔原亚种 *P. acutifolia* subsp. *Acutifolia*	扇型 Fans	1	1						1			1						
扁萼苔科 Radulaceae																		
爪哇扁萼苔 *Radula javanica*	细平铺型 Smooth mats	2	2		1			1		1				1				
细鳞苔科 Lejeuneaceae																		
暗绿细鳞苔 *Lejeunea obscura*	细平铺型 Smooth mats	7	7		5	1	1				3	2	1	1				
巴氏薄鳞苔 *Leptolejeunea balansae*	细平铺型 Smooth mats	1	1			1					1							
瓣叶细鳞苔 *L. cocoes*	细平铺型 Smooth mats	4		4	1	2	1				1			1	1		1	
细鳞苔属一种 *Lejeunea*	细平铺型	1	1		1								1					

物种 Species	生活型 Life form	出现频度 Occurrence frequency																
		总计 Total	热带雨林 TRF	热带山地林 TMF	径级 Diameter class					树皮粗糙度 Bark roughness								
					1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	6	7	8	9
sp.	Smooth mats																	
疣鳞苔属一种 *Cololejeunea* sp.	细平铺型 Smooth mats	1	1						1	1								
绿片苔科 Aneuraceae																		
片叶苔 *Riccardia multifida*	细平铺型 Smooth mats	2	1	1	1		1						1				1	
藓类 Mosses																		
牛毛藓科 Ditrichaceae																		
牛毛藓属一种 *Ditrichum* sp.	丛集型 Turfs	1							1								1	
白发藓科 Leucobryaceae																		
绿色白发藓 *Leucobryum chlorophyllosum*	垫状型 Cushions	46		46	11	22	10	2	1			3	5	8	10	11	9	
青毛藓 *Dicranodontium denudatum*	丛集型 Turfs	1		1		1						1						
花叶藓科 Calymperaceae																		

物种 Species	生活型 Life form	出现频度 Occurrence frequency																
		总计 Total	热带雨林 TRF	热带山地林 TMF	径级 Diameter class					树皮粗糙度 Bark roughness								
					1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	6	7	8	9
八齿藓 *Octoblepharum albidum*	垫状型 Cushions	27	2	25	2	13	6	4	2		2	5	4	3	2	7	2	2
剑叶花叶藓 *Calymperes fasciculatum*	丛集型 Turfs	38	1	37	8	21	8	1			1	4	3	4	7	10	9	
白睫藓 *Leucophanes octoblepharioides*	垫状型 Cushions	3	3		2	1						2			1			
圆网花叶藓 *C. erosum*	丛集型 Turfs	7	3	4	1	2	1		3			2	3	1		1		
凤尾藓科 Fissidentaceae																		
微疣凤尾藓 *Fissidens schwabei*	丛集型 Turfs	4	3	1		1			3			3		1				
孔雀藓科 Hypopterygiaceae																		
短肋雉尾藓 *Cyathophorum hookerianum*	扇型 Fans	1	1				1						1					
树雉尾藓 *Dendrocyathophorum decolyi*	扇型 Fans	1	1						1				1					
棉藓科 Plagiotheciaceae																		

物种 Species	生活型 Life form	出现频度 Occurrence frequency																
		总计 Total	热带雨林 TRF	热带山地林 TMF	径级 Diameter class					树皮粗糙度 Bark roughness								
					1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	6	7	8	9
北地拟同叶藓 *Isopterygiopsis muelleriana*	细平铺型 Smooth mats	2	1	1		1		1				1				1		
羽藓科 Thuidiaceae																		
绿羽藓 *Thuidium assimile*	交织型 Wefts	1							1								1	
密枝细羽藓 *Cyrto-hypnum tamariscellum*	交织型 Wefts	3	3		1				2			3						
纤枝鹤嘴藓 *Pelekium bonianum*	交织型 Wefts	3	3		2	1						1	1	1				
薄罗藓科 Leskeaceae																		
狭叶麻羽藓 *Claopodium aciculum*	交织型 Wefts	8	8				1		7		4	2	1				1	
青藓科 Brachytheciaceae																		
狭叶长喙藓 *Rhynchostegium fauriei*	交织型 Wefts	7	7		5		2				3	4						
斜枝长喙藓 *R. inclinatum*	交织型 Wefts	8	8		4	4				1	1	1	1	2	1	1		
蔓藓科 Meteoriaceae																		
芒叶灰气藓	悬垂型	1	1					1				1						

物种 Species	生活型 Life form	出现频度 Occurrence frequency																
		总计 Total	热带雨林 TRF	热带山地林 TMF	径级 Diameter class					树皮粗糙度 Bark roughness								
					1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Aerobryopsis aristifolia	Pendants																	
毛扭藓 *Aerobryidium filamentosum*	悬垂型 Pendants																	
扭叶灰气藓 *A. parisii*	悬垂型 Pendants	1		1		1								1				
疏叶丝带藓 *Floribundaria walkeri*	悬垂型 Pendants	4	4					1	3			2	1	1				
斯氏悬藓 *Barbella stevensii*	交织型 Wefts	1	1		1							1						
细尖隐松萝藓 *Cryptopapillaria chrysoclada*	悬垂型 Pendants	1		1		1							1					
灰藓科 Hypnaceae																		
凸尖鳞叶藓 *Taxiphyllum cuspidifolium*	粗平铺型 Rough mats	2	2		1	1									1	1		
毛锦藓科 Pylaisiadelphaceae																		
淡色同叶藓 *Isopterygium albescens*	粗平铺型 Rough mats	1	1		1							1						

物种 Species	生活型 Life form	出现频度 Occurrence frequency																
		总计 Total	热带雨林 TRF	热带山地林 TMF	径级 Diameter class					树皮粗糙度 Bark roughness								
					1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	6	7	8	9
短叶毛锦藓 *Pylaisiadelpha yokohamae*	细平铺型 Smooth mats	3		3	1			2			1				1			1
毛锦藓属一种 1 *Pylaisiadelpha* sp.1	细平铺型 Smooth mats	4		4		1	2	1					1	1	1	1		
毛锦藓属一种 2 *Pylaisiadelpha* sp.2	细平铺型 Smooth mats	1	1						1							1		
细枝刺枝藓 *Wijkia surcularis*	交织型 Wefts	7		7	1	4	1		1			4	1	1		1		
锦藓科 Sematophyllaceae																		
矮锦藓 *Sematophyllum subhumile*	细平铺型 Smooth mats	51	4	47	8	23	11	5	4		1	5	3	10	9	10	12	1
垂蒴刺疣藓 *Trichosteleum boschii*	交织型 Wefts	1	1				1				1							
顶胞藓 *Acroporium stramineum.*	交织型 Wefts	1		1			1								1			
锦藓 *S. subpinnatum*	细平铺型 Smooth	5		5		2	2	1				1	1		1		1	1

物种 Species	生活型 Life form	出现频度 Occurrence frequency																
		总计 Total	热带雨林 TRF	热带山地林 TMF	径级 Diameter class					树皮粗糙度 Bark roughness								
					1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	6	7	8	9
	mats																	
锦藓科一种 1 *Sematophyllaceae* sp.1	细平铺型 Smooth mats	4		4	1	3						3				1		
锦藓科一种 2 *Sematophyllaceae* sp.2	细平铺型 Smooth mats	5		5	1	3						1		1	1	1	1	
平藓科 Neckeraceae																		
东亚拟平藓 *Neckeropsis calcicola*	扇型 Fans	1	1		1						1							
东亚羽枝藓 *Pinnatella makinoi*	粗平铺型 Rough mats	2	2		1				1		2							
钝叶树平藓 *Homaliodendron microdendron*	扇型 Fans	28	28		22	5	1				9	11	3	2	3			
尾枝藓 *Caduciella mariei*	扇型 Fans	23	23		17	3	2	1		2	11	7	1	1	1			
小树平藓 *H. exiguum*	扇型 Fans	29	29		7		2	6	14	2	8	11	6	1			1	
小羽枝藓 *Pinnatella ambigua*	扇型 Fans	1	1						1								1	

物种 Species	生活型 Life form	出现频度 Occurrence frequency																
		总计 Total	热带雨林 TRF	热带山地林 TMF	径级 Diameter class					树皮粗糙度 Bark roughness								
					1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	6	7	8	9
异苞羽枝藓 *P. alopecuroides*	扇型 Fans	1	1					1				1						
长柄拟平藓 *Neckeropsis exserta*	扇型 Fans	22	22				1	5	16		5	10	5	1		1		

注：**TRF**. 热带雨林；**TMF**. 热带山地常绿阔叶林。

Note: **TRF**. Tropical rainforest; **TMF**. Tropical mountain evergreen broad-leaved forest.